

УДК 525.426

**ДЕРМАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ
(ACARIFORMES: PARASITENGONA: HYDRACHNIDIA)
И ИХ ВОЗМОЖНОЕ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

© А. Б. Шатров

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
E-mail: chigger@mail.ru
Поступила 20.05.2013

В статье на основе литературных данных и оригинальных исследований проанализированы организация дермальных желез и их возможная эколого-физиологическая роль в жизнедеятельности взрослых фаз развития водяных клещей в свете основополагающих функционально-морфологических подходов в изучении различных групп членистоногих, разрабатываемых Ю. С. Балашовым.

Ключевые слова: Acariformes, Parasitengona, водяные клещи, дермальные железы, морфология, экология, физиология.

Водяные клещи представляют собой чрезвычайно обширную и биологически разнообразную группу вторично-водных членистоногих, насчитывающую свыше 50 семейств и более 2 тыс. видов (Sabatino et al., 2000). Личинки водяных клещей паразитируют на околотовных беспозвоночных (Соколов, 1940). Дейтонимфы и взрослые клещи — свободноживущие хищники. Кроме того, всем этим высшим акариформным клещам свойствен сложный жизненный цикл с чередованием активных и покоящихся стадий (возрастов). Здесь важно подчеркнуть, что определяющим фактором в жизненной схеме этих клещей является временный облигатный паразитизм личинки, что подразумевает расхождение путей эволюции личинок и взрослых клещей и необходимость их сравнительного морфологического анализа. Без знаний тонкой морфологии взрослых форм невозможно составить представление о том, что именно побуждает личинку переходить к паразитизму, и какое значение играет паразитизм в жизненной стратегии всех этих клещей. Этот вопрос является столь же актуальным, насколько и неразрешенным по сей день. Ряд видов водяных клещей перешли к лецитотрофной афагии личинок (Вайнштейн, 1978), что перекладывает всю нагрузку по реализации их жизненного цикла на взрослую форму. Вместе с тем паразитизм личинок знача-

льно заложен в жизненной стратегии и паразитизма, а выяснение особенностей морфологии взрослых форм как раз и дает веские аргументы в разрешении вопроса о роли и месте паразитизма в этой эволюционной ветви Acariformes.

Исследования анатомии, морфологии и тонкой организации органов и тканевых систем животных организмов теснейшим образом переплетаются с их физиологией и экологией и играют важнейшую роль в познании функционирования тканей и органов животных в условиях их естественной среды обитания. Без знаний тонкой морфологии достаточно большой выборки животных, что является предметом сравнительной морфологии, невозможно оценить функциональную роль и физиологическое значение того или иного органа в совокупности сложного живого организма, невозможно составить адекватное представление о его эволюционных преобразованиях в ряду последовательных форм. Именно с таких позиций создавался «Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей» (1979) под редакцией Ю. С. Балашова, который был призван ответить на ряд актуальных к тому времени вопросов функционально-морфологической организации этих паразитических членистоногих и положил начало целому комплексу тонких морфологических исследований паразитических паукообразных в ЗИНе (Шатров, 2003). Труды самого Ю. С. Балашова и его учеников были вскрыты фундаментальные аспекты ультратонкой организации как иксодовых клещей, так и ряда других групп паразитических членистоногих, что явилось крайне актуальным подходом в разработке проблем частной и общей паразитологии, а также зоологии в целом. Дело в том, что к 1970-м годам иксодовые клещи были достаточно хорошо разработаны в морфологическом отношении группой, однако подавляющее большинство предшествующих исследований были выполнены на светооптическом уровне, что не позволяло дать детальную морфофизиологическую, а также и экологическую оценку их органам и тканям. Это являлось огромным препятствием на пути взвешенного анализа роли и значения иксодовых клещей в экосистемах и в жизнедеятельности человека, не позволяло вскрыть тонкие физиологические процессы в их организме в аспекте реализации их жизненного цикла, хода эволюционных преобразований, а также взаимоотношений с возбудителями. И только внедрение в практику научных исследований методов электронной микроскопии дало возможность детально с цитологических позиций подойти к выяснению и разрешению всех этих проблем. Это же касается и всех других групп животных, особенно паразитических. Действительно, чем меньше организм, тем более тонкие методы исследования его строения и функций нужно использовать.

Приблизительно так же как с иксодовыми в начале 1970-х годов обстоит в настоящее время дело с водяными клещами, вопросы морфологии и, в частности, внутренней анатомии которых начали разрабатываться еще с конца XIX в. (Кронеберг, 1878; Michael, 1895; Thor, 1902, 1904; Lundblad, 1930; Schmidt, 1935; Stout, 1953; Mitchell, 1955; Smit, Alberti, 2009, и др.). Все эти работы, за исключением последней, выполнены на светооптическом уровне и на текущий момент не являются актуальными с точки зрения разрешения многих тонких морфологических аспектов и возможностей сравнительного анализа.

Помимо типичных органов, которые обычно рассматриваются в любой анатомической работе, таких как ротовой аппарат, слюнные и коксальные железы, средняя кишка и экскреторный орган, у взрослых водяных клещей также развиты крупные кожные, или дермальные, железы (Соколов, 1940). Функция этих желез остается загадочной, а их наличие является апоморфным признаком всей группы Hydrachnidia. Поскольку возле выходного отверстия дермальных желез почти всегда расположен механорецепторный волосок, было сделано предположение, что раздражение этого волоска при заглатывании клещей рыбами является «спусковым механизмом» (trigger mechanism) для быстрого высвобождения ядовитого секрета желез на поверхность тела клещей. Это вынуждает рыб отторгать клещей и не использовать их в пищу (Kerfoot, 1982; Kirstein, Martin, 2009, 2010). Вместе с тем было показано, что в ряде регионов именно водяные клещи составляют основную диету рыб (Соколов, 1940). Следует отметить, что у личинок водяных клещей, обнаруживающих иную экологическую специализацию, дермальных желез нет.

Несмотря на очевидную значимость дермальных желез в жизнедеятельности водяных клещей и их огромное морфологическое разнообразие, тонкие исследования этих структур до недавнего времени не проводились (см.: Smit, Alberti, 2009; Shatrov, 2013). В отечественной научной литературе дермальные железы не рассматривались.

В настоящей работе на основе имеющихся литературных данных и оригинальных исследований дается краткий анализ организации дермальных желез и их возможного физиологического предназначения.

СТРОЕНИЕ ДЕРМАЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ

При внешнем изучении взрослых водяных клещей обращают на себя внимание очень мелкие выводные отверстия дермальных желез, расположенные парами, как с дорсальной, так и с вентральной стороны тела. Количество парных отверстий варьирует у разных видов, но в типичном случае не превышает 16 пар (Wiles, 1997). Эти выводные отверстия получили названия гландулярии (glandularia) и в зависимости от локализации на теле именуются дорсо-, вентро-, латеро- и эпимерогландулярии, в последнем случае при расположении отверстий непосредственно на или рядом с эпимерами (коксами ног). Их номенклатура подробно разработана (Wiles, 1997), а число и расположение гландулярий, как считается, может отражать определенные филогенетические тенденции у водяных клещей (Daochao, Longshu, 1997). Вместе с тем при полном отсутствии признаков сегментации у водяных клещей, а также каких-либо сравнительных данных об организации самих дермальных желез, делать выводы об эволюционных преобразованиях и филогенетических отношениях у водяных клещей только лишь на основании расположения выводных отверстий желез представляется преждевременным.

Считается, что около выводных отверстий дермальных желез всегда находится рецепторный волосок (Соколов, 1940). Так, у *Teutonia cometes* (Koch) этот волосок длинный и тонкий и расположен фронтально от отверстия железы (Shatrov, 2013). Его можно охарактеризовать, как беспоро-

вый однополостной (NP—SW) по классификации Леоновича (2005), с невыясненной модальностью (Shatrov, 2013). Последние исследования с использованием сканирующего электронного микроскопа показывают, однако, что у некоторых представителей рода *Limnesia* часть вентрогландулярий лишена сопровождающего волоска (Шатров, неопубликованные данные). Это может свидетельствовать о том, что дермальные железы даже у одного вида клещей могут различаться по функциям.

Изучение анатомии и морфологии желез показывает, что дермальные железы — это крупные самостоятельные образования, по-видимому, эктодермальной природы, не связанные с пищеварительной системой или другими органами и имеющие центральную полость (Michael, 1895; Lundblad, 1930; Schmidt, 1935; Shatrov, 2008, 2013). Иными словами, дермальные железы можно рассматривать как новоприобретение всей эволюционной ветви водяных клещей при вторичном освоении их предками водной среды в отличие от всех прочих сухопутных паразитенгон, не имеющих таких желез. То есть их функции напрямую связаны с обитанием клещей в воде (см. ниже).

Дермальные железы — мешковидные органы, их стенки образованы однослойным секреторным эпителием, а центральная полость содержит различного вида секрет. Морфологические и электронно-микроскопические исследования с достоверностью показали, что у *T. cometes* выражены 2 типа желез — одна пара так называемых идиосомальных желез, выводные отверстия которых расположены на эпимерах IV (эпимерогландулярии IV) (Shatrov, 2008), и до девяти пар «обычных» дермальных желез, относящихся к другому типу. Идиосомальные железы имеют отчетливо однорядный эпителий, объемную центральную полость, содержащую огромную глобулу электронно-плотного секрета и выводной проток крайне специфической организации (Shatrov, 2008). Весьма характерно, что такого рода железы, вероятно, присущи и другим водяным клещам, в частности представителям рода *Limnesia* (Thor, 1902; Lundblad, 1930; Schmidt, 1935), причем у некоторых видов выводное отверстие этих желез (эпимерогландулярии IV) смещаются далеко вперед почти до основания гнатосомы (Thor, 1902; Wiles, 1997). При этом сама железа остается на своем исходном месте в задней трети идиосомы, а удлиняется только ее проток, в чем видится определенной эволюционный прогресс (Wiles, 1997).

Остальные дермальные железы у *T. cometes* относятся к одному типу. Они имеют довольно рыхлый эпителий, насчитывающий от 1 до 3 рядов клеток, причем верхние клетки обнаруживают признаки дегенерации и разрушения. Эпителиальные клетки заполнены цистернами гранулярного эндоплазматического ретикулума, которые подходят к апикальной поверхности и могут открываться в просвет (Shatrov, 2013) (рис. 1). Комплексы Гольджи не были обнаружены, а отдельные электронно-плотные пузырьки малочисленны (рис. 1). Весьма характерно, что в отличие от идиосомальных желез полость дермальных желез целиком заполнена секретом средней электронной плотности, в котором содержится огромное количество мельчайших гранул неясной природы. Кроме того, участки центральной полости, прилежащие к эпителию разделены отростками эпителиальных клеток на неизолированные компартменты, которые могут иметь секрет разной плотности. Природу и источник секрета в полости дермальных же-

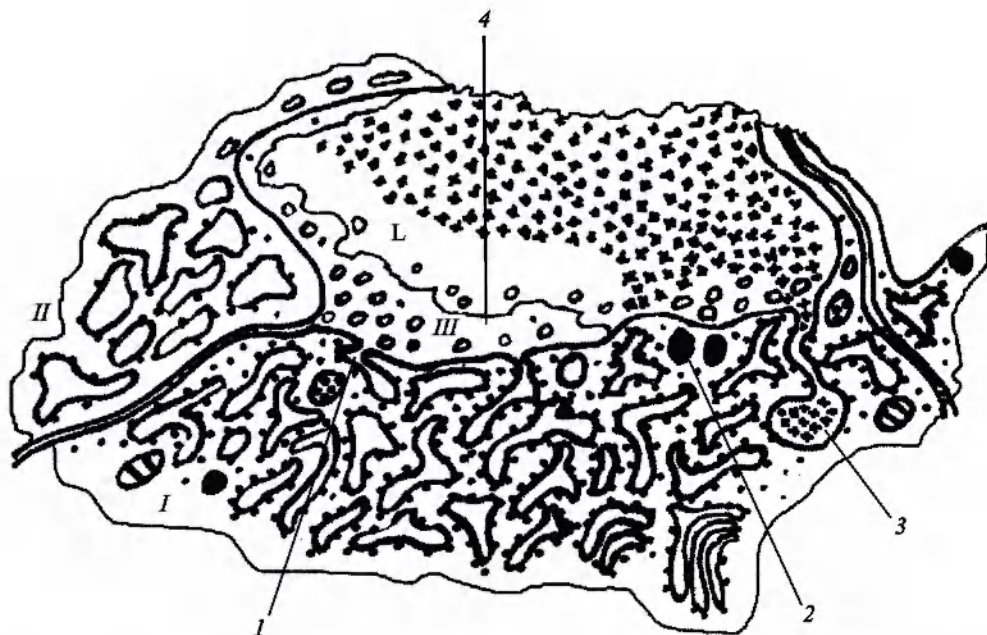


Рис. 1. Схематическое изображение апикальной области эпителия дермальной железы *T. cometes*, иллюстрирующее характер секреторных процессов и формирование секрета в полости железы.

I — нативная клетка эпителия с большим количеством слегка расширенных цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума; II — деградирующая эпителиальная клетка с сильно расширенными цистернами ретикулума; III — разрушенная клетка в полости железы. 1 — соединение цистерны гранулярного ретикулума с апикальной плазматической мембраной; 2 — электронно-плотные пузырьки в апикальной зоне эпителиальной клетки; 3 — внеклеточный компартмент с секреторным материалом в теле эпителиальной клетки; 4 — формирование секрета за счет разрушенной клетки.

Fig. 1. Schematic drawing of the apical epithelial zone of a dermal gland of *T. cometes* showing the character of secretion processes and secret formation in the gland lumen.

лез, закончивших секреторный цикл, у этого вида клещей не удалось установить с точностью, прежде всего с цитологической точки зрения. Очевидно, что после выведения секрета в окружающую среду с началом нового секреторного цикла процесс секреции станет более очевидным. В отличие от идиосомальных желез, которые лежат в полости тела свободно и не имеют рядом с собой мышечных пучков, дермальные железы, напротив, окружены сетью мышечных волокон, залегающих в складках базальной зоны их эпителиальных клеток.

Таким образом, на примере произвольно взятого вида *T. cometes* отчетливо наблюдается морфологическая дифференциация дермальных желез, которая, очевидно, отражает и их функциональное различие.

У взрослых водяных клещей *Limnesia maculata* (Müller) дермальные железы чрезвычайно крупные и занимают существенное место в их внутренней конституции. В отличие от *T. cometes* они содержат секрет в виде больших веретеновидных электронно-плотных «гранул», плотно упакованных в полости железы (Шатров, неопубликованные данные). Как отмечалось выше, у этого вида выражена также одна пара желез, очевидно гомологичных идиосомальным железам *T. cometes*, однако здесь они близки

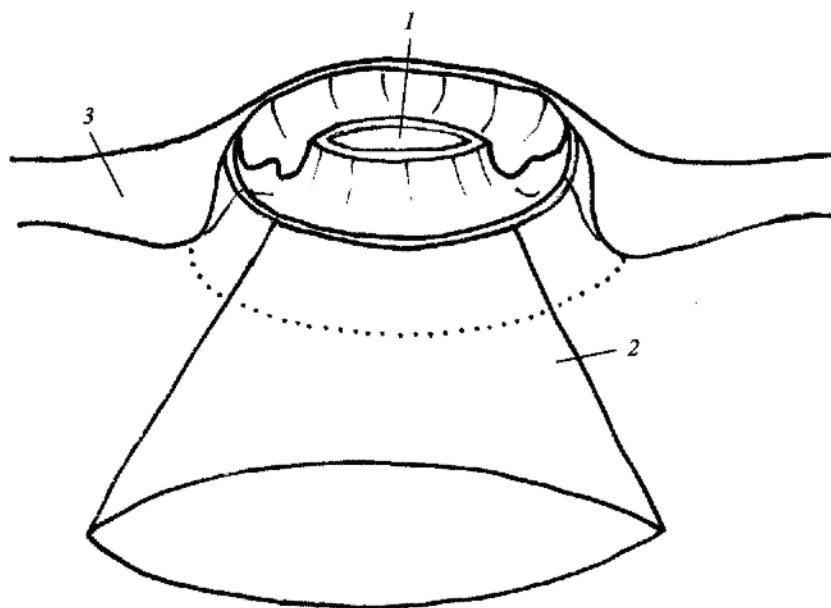


Рис. 2. Схематическое изображение устья дермальной железы *T. cometes*.

1 — выводное отверстие; 2 — конусовидный склерит; 3 — кутикула.

Fig. 2. Schematic drawing of the dermal gland mouth of *T. cometes*.

по организации остальным дермальным железам. Сходную с *L. maculata* организацию имеют дермальные железы у крупных представителей рода *Eylais* (Кронеберг, 1878). По наблюдениям этого автора, извлеченные из воды клещи начинают выделять на поверхность секрет в виде влажных веретеновидных желтоватых образований. Наоборот, у *Limnochares aquatica* (L.) мелкие по размеру многочисленные железы разбросаны произвольно по всему телу, причем их щелевидное выводное отверстие на одном из полюсов снабжено шипиком (Шатров, неопубликованные данные). В этом случае говорить о гомологии как отверстий, так и самих желез с таковыми у других водяных клещей не приходится.

В отличие от самих желез выводные отверстия дермальных желез у большинства из исследованных водяных клещей устроены сходно, что свидетельствует об изначальной гомологии всех дермальных желез. А именно все эти железы, произошедшие из одного зачатка и имеющие вначале сходную организацию, в дальнейшем претерпели существенную морфологическую дифференциацию в зависимости от выполняемых функций.

Все дермальные железы, за исключением тех, которые соответствуют эпимерогландуляриям IV, не имеют выраженных протоков, а их широкое устье, ведущее на поверхность кутикулы, обрамлено округлым конусовидным склеритом (амодемой), обращенным в полость тела (рис. 2). Область выводного отверстия окружена округлым валиком из толстой прокутикулы. Само продолжное отверстие сформировано за счет внутренней и внешней складок, образованных эпикутикулой. К базальной пластинке стенки железы непосредственно под конусовидным склеритом с внешней сторо-

ны подходят мышечные пучки, способствующие растяжению устья железы для облегчения выхода секреторных продуктов на поверхность тела клеща. Описанное строение, по-видимому, может иметь различные вариации в разных группах водяных клещей.

ВОЗМОЖНЫЕ ФУНКЦИИ ДЕРМАЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ

Точное физиологическое назначение дермальных желез, особенно учитывая их большое морфологическое разнообразие, остается на сегодняшний день не выясненным.

Основная функция, приписываемая дермальным железам, — это отпугивание возможных хищников, главным образом рыб (Kerfoot, 1982; Kirstein, Martin, 2009, 2010) за счет выделения ядовитого секрета. Рыбы быстро запоминают негативный опыт и в дальнейшем на клещей не реагируют (Kirstein, Martin, 2009, 2010). Естественно предположить, однако, что большое морфологическое разнообразие дермальных желез у клещей разных видов даже в пределах одного и того же водоема не может обслуживать лишь одну эту функцию. Поэтому были высказаны и другие предположения относительно функций дермальных желез.

Кронеберг (1878) на примере рода *Eylais* предположил, что секрет дермальных желез может смачивать покровы клещей при их случайном высыхании в течение достаточно длительного времени. Для любых водных организмов эта проблема представляется крайне актуальной и отнюдь не исключено, что дермальные железы каким-то образом могут принимать участие в процессе увлажнения покровов при неблагоприятных условиях среды.

Одной из возможных функций дермальных желез может быть также выделение феромонов, т. е. пахучих веществ, привлекающих половых партнеров в период размножения (Smith, Hagman, 2002; Shatrov, 2008). Причем машущие движения четвертой пары ног, что чрезвычайно характерно для большого числа видов водяных клещей, могут служить средством распространения аттрактивных компонентов этих веществ в водной среде. Особенности копуляции и переноса спермы у водяных клещей чрезвычайно варьируют и служат предметом специальных трудоемких исследований (Witte, 1984, 1999; Proctor, 1992).

В последнее время впервые получены данные о том, что водяные клещи, относящиеся к разным семействам, могут продуцировать тончайшие нити (silk production), сплетающиеся в огромный рыхлый неоформленный ком беловатого материала (Шатров, Солдатенко, неопубликованные данные). Показано, что в отличие от самцов, которые также производят характерные нити за счет специальных желез полового аппарата, предназначенные для размещения и обнаружения сперматофоров (guiding threads) (Proctor, 1992), выявленные нити вырабатывают самки. Этот процесс происходит постоянно с известной периодичностью на протяжении длительного периода уже после откладки яиц самками, а также после завершения питания, так как в лаборатории в эксперименте клещам пища не предлагалась. Поскольку никаких других отверстий (и соответственно желез) на теле водяных клещей, за исключением отверстий дермальных желез, нет,

то логично предположить, что данные нити также могут вырабатываться дермальными железами для обслуживания специальных поведенческих функций. Понятно, что эти функции не связаны с размножением, а направлены на решение других задач. Можно предположить 3 возможных объяснения этому явлению. Ввиду того что этот процесс происходит в позднелетний и осенний период, клещи, таким образом, обеспечивают себе род защитного кокона для перезимовки, внутри которого температура воды может быть выше окружающей, что препятствует ее оледенению. Вторая возможная функция — это формирования ловчей сети для мелких водных членистоногих наподобие того, как это имеет место у представителей семейств Cunaxidae и Bdellidae (Alberti, Ehrnsberger, 1977; Alberti, Coons, 1999), но с применением другого источника и механизма, особенно если учесть, что клещи длительное время голодали. И третье объяснение — это активная и притом постоянная защита (наподобие дымовой завесы) в условиях неблагоприятной и необычной внешней среды.

У других наземных групп Parasitengona, как отмечалось выше, а также у личинок водяных клещей дермальных желез нет. У орибатид (Oribatida) выражены специальные масляные железы (oil glands), а также дермальные железы, совершенно несходные с дермальными железами водяных клещей и лишенные сопровождающего волоска (Raspotnig 2003). У иксодид выявлены 2 типа малоклеточных дермальных желез, обслуживающие в основном, как предположено, личиночные процессы (Атлас..., 1979). Таким образом, дермальные железы водяных клещей можно рассматривать как строгую апоморфию, выработавшуюся у них в связи с обитанием в водной среде.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Водяные клещи демонстрируют высокую пластичность их адаптации к разнообразным условиям жизни в водной среде. Важная роль в реализации этих функций, очевидно, принадлежит дермальным железам, морфологическое разнообразие которых, как можно ожидать, будет столь же большим, сколь разнообразны жизненные задачи, которые нужно решать водяным клещам. Это приобретение оказалось весьма выгодным для этой филетической линии паразитенгон, обеспечивающее ее представителям морфологическое разнообразие, а также успешность при обитании в условиях пресноводных биосистем. Тем не менее гомология дермальных желез у разных групп водяных клещей не может быть с достоверностью установлена только лишь на основе взаимного расположения их выводных отверстий (glandularia). Этот вопрос можно будет решить только после тщательного изучения внутренней морфологии дермальных желез у возможно большего числа представителей водяных клещей. При этом личиночный паразитизм, обслуживая главенствующую задачу по реализации жизненного цикла паразитенгон, обеспечивает в том числе и разнообразные формы и функции всего последующего постларвального онтогенеза, включая формирование и функционирование дермальных желез. Интересно, что дермальные железы, будучи изначально эктодермального происхождения, в дальнейшем погружаются глубоко в полость тела, становясь органами

внутренней анатомии. Тело водяных клещей снаружи защищено толстой кутикулой в основном без других отверстий, и только маленькие отверстия дермальных желез открываются на поверхность наподобие амбразур на крепостной стене.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит доцента СмолГУ Е. В. Солдатенко за самоотверженный труд по наблюдению за водяными клещами в лабораторных условиях.

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (№ 12-04-00354-а).

Список литературы

- Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей / Под ред. Ю. С. Балашова. 1979. Л.: Наука. 256 с.
- Вайнштейн Б. А. 1978. Система, эволюция и филогения тромбидиформных клещей. В кн.: Определитель обитающих в почве клещей. М.: Наука. 228—244.
- Кронеберг А. И. 1878. О строении *Eylais extendens* (O. F. Müller) с замечками о некоторых родственных формах. Изв. Имп. общ-ва любит. ест., антроп. и этн. 29 (2): 1—37.
- Леонович С. А. 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. СПб.: Наука. 235 с.
- Шатров А. Б. 2003. Тридцать лет электронно-микроскопических исследований в зоологии и паразитологии в Зоологическом институте РАН. Паразитология. 37 (6): 537—547.
- Соколов И. И. 1940. Фауна СССР. Паукообразные. Т. 5, вып. 2. Hydracarina — Водяные клещи (ч. 1: Hydrachnellae). М.; Л.: Изд-во АН СССР. 510 с.
- Alberti G., Coons L. B. 1999. Acari — Mites. In: Harrison F. W. (ed.). Microscopic Anatomy of Invertebrates, vol. 8C. New York, Wiley-Liss. 515—1265.
- Alberti G., Ehrensberger R. 1977. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen zum spinnvermögen der Bdelliden und Cunaxiden (Acari, Prostigmata). Acarologia. 19 (1): 55—61.
- Daochao J., Longshu L. 1997. On glandularia morphology of water mites (Acari, Actinedida, Hydrachnellae) and evolutionary theory of the mite soma. Acta Entomol. Sinica. 40 (3): 231—246.
- Kerfoot W. C. 1982. A question of taste: crypsis and warning coloration in freshwater zooplankton communities. Ecology. 63 (2): 538—554.
- Kirstein K.-G., Martin P. 2009. Die glandularien der Wassermilben (Hydrachnidia, Acari) — ihre Funktion als Wehrdrüsen. Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL), Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 2008 (Konstanz), Hardeggen. 571—575.
- Kirstein K.-G., Martin P. 2010. Die glandularien der Wassermilben (Hydrachnidia, Acari) — Die Wehrdrüsensekrete im Vergleich. Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL), Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 2009 (Oldenburg), Hardeggen. 433—437.
- Lundblad O. 1930. Über die Anatomie von *Arrhenurus mediorotundatus* und die Hautdrüsen der Arrhenurus-Arten. Zeitschr. Morph. Okol. Tiere. 17 (1/2): 302—338.
- Michael A. D. 1895. A study of the internal anatomy of *Thyas petrophilus*, an unrecorded Hydrachnid found in Cornwall. Zool. Soc. London Proc. 174—209.
- Proctor H. 1992. Mating and spermatophore morphology of water mites (Acari: Parasitengona). Zool. Journ. Linn. Soc. 106: 341—384.
- Raspotnig G., Schuster R., Krisper G. 2003. Functional anatomy of oil glands in *Collohmanna gigantea* (Acari, Oribatida). Zoomorphology. 122 (1): 105—112.

- Sabatino A. di, Gerecke R., Martin P. 2000. The biology and ecology of lotic water mites (Hydrachnidia). *Freshwater Biol.* 44: 47—62.
- Schmidt U. 1935. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Hydrachniden, besonders von *Diplodontus despiciens* O. F. Muller. *Zeitschr. Morph. Okol. Tiere.* 30 (2): 99—176.
- Shatrov A. B. 2008. Organization of unusual idiosomal glands in a water mite, *Teutonia cometes* (Teutoniidae). *Exp. Appl. Acarol.* 44 (5): 249—263.
- Shatrov A. B. 2013. Anatomy and ultrastructure of dermal glands in an adult water mite, *Teutonia cometes* (Koch, 1837) (Acariformes: Hydrachnidia: Teutoniidae). *Arthr. Str. Dev.* 42 (2): 115—125.
- Smit H., Alberti G. 2009. The water mite family Pontarachnidae, with new data on its peculiar morphological structures (Acari: Hydrachnidia). In: Sabelis M. W. and Bruin J. (eds), *Trends in Acarology*. Dordrecht, Springer. 71—79.
- Smith B. P., Hagman J. 2002. Experimental evidence for a female sex pheromone in *Arrenurus manubriator* (Acari: Hydrachnidia: Arrenuridae). *Exp. Appl. Acarol.* 27 (4): 257—263.
- Stout V. M. 1953. *Eylais waikawae* n. sp. (Hydracarina) and some features of its life history and anatomy. *Trans. Roy. Soc. New Zealand.* 81 (3): 389—416.
- Thor S. 1902. Eigenartige, bisher unbekannte Drüsen bei einzelnen «Hydrachniden» Formen. *Zool. Anz.* 25 (672): 401—409.
- Thor S. 1904. Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens prostigmatiques. *Ann. Sci. nat. Ser. 8. Zool. Biol. Anim.* 19: 1—190.
- Wiles P. R. 1997. The homology of glands and glandularia in the water mites (Acari: Hydrachnidia). *Journ. Nat. Hist.* 31: 1237—1251.
- Witte H. 1984. The evolution of the mechanisms of reproduction in the Parasitengonae (Acarina: Prostigmata). In: D. A. Griffiths, C. E. Bowman (eds), *Acarology VI. Vol. 1*. Chichester, Ellis Horwood. 470—478.
- Witte H. 1999. Canalized pathways of change and constraints in the evolution of reproductive modes of microarthropods. *Exp. Appl. Acarol.* 23 (2): 181—216.

DERMAL GLANDS OF WATER MITES
(ACARIFORMES: PARASITENGONA: HYDRACHNIDIA)
AND THEIR POSSIBLE ECO-PHYSIOLOGICAL SIGNIFICANCE

A. B. Shatrov

Key words: Acariformes, Parasitengona, water mites, dermal glands, morphology, ecology, physiology.

SUMMARY

Functional and comparative morphology is the basis for investigation of animal kingdom, its diversity and possible evolution. Moreover, it is extremely valuable in understanding of functioning of the living systems in unity of their organ and tissue structures. In the present paper, the organization of dermal glands and their possible eco-physiological role in the life of adult water mites are analyzed on the basis of the available data and original investigations from the point of view of fundamental functional-morphological approaches in the study of various groups of arthropods developed by Prof. Yu.S. Balashov.